Acta Œcologica
Œcol. Gener., 1982, Vol. 3, n° 1, p. 155-182.

Écosystème prairial

4.4. Biodégradation du matériel végétal en milieu herbacé (*)

P. Bottner
CEPE L. Emberger, B. P. 5051, 34033 Montpellier Cedex.

RÉSUMÉ

Cet article fait partie d'un travail collectif consacré à l'écosystème prairial. En milieu herbacé, le matériel végétal mort, et l'humus sont répartis dans quatre strates distinctes : le matériel végétal mort encore sur pied, la litière épigée, l'horizon organique de surface du sol, les horizons organiques profonds. Les difficultés techniques de séparation du matériel végétal encore vivant (racines), du matériel mort non décomposé (litière racinaire) et des composés humifiés sont discutées. Un schéma global de transfert de C et N entre ces compartiments est proposé. Il repose essentiellement sur l'utilisation de techniques de marquage avec ^{14}C et ^{15}N. Des techniques de marquage du matériel végétal sont passées en revue.

Des résultats sont présentés concernant la décomposition de litières épigées. *In situ*, des litières marquées au ^{14}C sont disposées à la surface du sol, en milieu herbacé, dans des monolithes. Durant 68 semaines, on étudie leur vitesse de disparition, leur incorporation dans le sol jusqu'à 30 cm de profondeur par les vers de terre et sous forme de composés organiques hydrosolubles. L'hétérogénéité de la distribution du ^{14}C dans le sol est mesurée par autoradiographie. Une courte revue bibliographique de la décomposition des racines est présentée.

L'explication des systèmes relativement complexes de décomposition en milieu herbacé est facilitée par l'utilisation de modèles agronomiques plus simples où le matériel végétal marqué est incorporé au sol en une seule fois, simulant un labour d'enfouissement des résidus de culture.

La signification des compartiments de l'humus est discutée :

1) fractionnements physico-chimiques des composés humiques, l'apport des techniques de traceurs dans ce domaine;

2) définition des voies et des compartiments de l'humification : humification de synthèse, biomasse microbienne, humification résiduelle. Un exemple simple d'humification de synthèse est présenté à partir de la transformation de ^{14}C-glucose, sa minéralisation et sa transformation en composés stables.

MOTS-CLÉS : *Biodégradation - Milieu herbacé - Matière organique.*

SUMMARY

This paper is a part of collective work concerning grassland ecosystem. In grassland the death plant material and humus are distributed into four distinct layers, death standing crop, litter, top soil organic horizon and deep organic horizons. The technical difficulties for separation of living plant material, (roots) death undecomposed material (roots litter) and humified material are discussed. A global diagram of C and N transfers, using tracers technics is proposed. ^{14}C and ^{15}N plant labelling technics are briefly reviewed.

(*) Cet article fait partie d'un travail collectif formant le fascicule 1 du volume 3 d'*Acta Œcologica. Œcologia generalis.*

Litter decomposition dates are presented. ${}^{14}C$-labelled litters were laid in the field on the surface of a grassland soil in monoliths. 68 weeks long, the decomposition rates of labelled material, the leaching of water soluble compounds and the incorporation by earthworms were studied using radiometric technics and autoradiographs on soil slices, showing the heterogeneity of ${}^{14}C$ distribution in soil. The roots litter decomposition is briefly reviewed.

To explain the complex decomposition system in grassland, simplier agronomic models are used, adding labelled plant material once and simulating plant residue incorporation by ploughing.

Signification of humus compartments are discussed:

1) fractionation of humus using physico-chemical technics, the contribution of tracers technics;

2) the ways of humification and the humus compartments: microbially synthesyzed compounds, microbial biomass, residual compounds. Data from a simple microbially synthesyzed humus experiment are given, using ${}^{14}C$-glucose incubation technics, mineralization rates and transformation to stable compounds.

KEY-WORDS: *Decomposition - Grassland - Organic matter.*

INTRODUCTION

Lors de la photosynthèse, des composés minéraux tels que CO_2, H_2O, NH_4, NO_3, SO_4 et P_2O_5 sont transformés en composés organiques constitutifs du matériel végétal. Ces transformations sont relativement rapides. Considérée globalement, la biodégradation consiste en une oxydation enzymatique qui aboutit aux mêmes composés minéraux avec libération d'énergie.

Le matériel facilement biodégradable tel que la cellulose ou des protéines est minéralisé rapidement et dès les premiers stades de la biodégradation; c'est la *minéralisation primaire*; l'énergie libérée est utilisée pour les synthèses de la *biomasse microbienne*. Les composés végétaux plus résistants tels qu'une fraction de la lignine subissent des dégradations oxydatives plus ou moins complètes et constituent *l'humus résiduel*. A la mort des microorganismes, les cadavres sont minéralisés, une fraction plus résistante subsiste dans le sol et constitue *l'humus de synthèse microbienne*. Les composés humiques forment avec la fraction minérale du sol, en particulier avec les argiles et les sesquioxydes, des liaisons relativement stables; l'édifice organo-minéral est alors plus ou moins protégé des actions enzymatiques. Sa dégradation et sa minéralisation généralement lentes définissent *la déshumification*. L'humus est donc complexe, hétérogène et constitué de matériel d'origines diverses; lié à la fraction minérale, il est relativement stable, il subit des transformations accompagnées de minéralisations lentes et progressives, c'est la *minéralisation secondaire*. Comparé à la photosynthèse, la biodégradation est un phénomène relativement lent, en effet certaines fractions organiques du sol ont plus de 5 000 ans de temps moyen de résidence (SCHARPENSEEL, 1974).

Ces mécanismes fondamentaux sont vraisemblablement identiques dans tous les types de sols et sous toutes les conditions bioclimatiques. Cependant la rapidité des processus est très variable suivant les milieux. Des facteurs tels que la température et dans une certaine limite l'humidité agissent probablement sur les vitesses de l'ensemble des mécanismes. C'est ainsi que sous conditions tropicales, dans les horizons appauvris en argiles et en sesquioxydes le renouvellement de la matière organique est relativement rapide. D'autres facteurs favorisent ou freinent l'une ou l'autre voie de la biodégradation et certains compartiments sont alors particulièrement développés ou au contraire très réduits. Parmi les facteurs les plus importants il convient de mentionner :

— la nature du matériel végétal. Les rapports de C/N élevés freinent l'humifi-

cation de synthèse; la richesse en lignine et l'acidité du matériel favorisent l'humification résiduelle;

— le pH du milieu. Dans les sols très acides, tels que ceux qui sont soumis à la podzolisation, l'humification résiduelle joue un rôle important. En milieu fortement calcaire, l'humus est par contre précocement stabilisé, mais il a un renouvellement rapide et la déshumification est active (BOTTNER, 1972);

— la nature de la fraction minérale. Une partie de l'humus forme avec certains types d'argiles tels que la montmorillonite des liaisons extrêmement stables et dont le temps moyen de résidence est élevé, c'est le cas des chernozems (CAMPBELL *et al.*, 1967) ou des vertisols. Dans les sols lessivés, pauvres en argiles, en milieu faiblement acide, la déshumification est active puisque l'humus est peu protégé par la fraction minérale;

— le *rH* du milieu. L'anaérobiose freine la minéralisation et les synthèses microbiennes, le matériel végétal disparaît lentement et l'humus résiduel est très développé;

— l'alternance de phases de sécheresse et d'humidité. Elle semble provoquer une stabilisation de l'humus, mais son rôle est mal connu (BIRCH, 1959).

La vitesse de biodégradation et les voies de l'humification sont donc étroitement liées à la nature du matériel végétal, aux types de sols et aux conditions bioclimatiques.

I. — DÉFINITION ET RÉPARTITION DES COMPARTIMENTS GLOBAUX DE LA DÉCOMPOSITION

Dans l'écosystème les plantes vivantes, le matériel végétal mort non encore décomposé et l'humus sont étroitement imbriqués et la figure 1 montre la répartition spatiale des compartiments globaux de la biodégradation.

PLANTE VIVANTE	MATÉRIEL VÉGÉTAL MORT	MATIÈRE ORGANIQUE DU SOL	PROFIL PÉDOLOGIQUE
PARTIES AÉRIENNES	MATÉRIEL VÉGÉTAL MORT SUR PIED		
	LITIÈRE ÉPIGÉE	HUMUS	A_{00} A_0
RACINES	LITIÈRE RACINAIRE	HUMUS	A_{11}
		HUMUS	A_{12} A_{13} etc

FIG. 1. — Répartition spatiale des compartiments de la décomposition.

Celle-ci a lieu dans quatre strates distinctes :

— *le matériel végétal mort encore sur pied* est reconnaissable par sa morphologie et sa couleur jaune grise. La biodégradation débute sur les organes vivants au niveau

de la phyllosphère; elle se poursuit dans les tissus à la sénescence lors de la lyse du contenu cellulaire. Dans cette strate son rôle reste cependant limité puisque ce matériel subit des phases de sécheresse fréquentes et prolongées; sa réserve en eau est en effet très limitée;

— en milieu herbacé *la litière* épigée peut être définie comme étant du matériel ayant conservé l'essentiel de sa structure végétale et se trouvant suffisamment proche de la surface du sol pour être accessible à la pédofaune (SATCHELL, 1974; BELL, 1974). Sa capacité de rétention en eau reste faible, mais elle est dans une atmosphère maintenue humide par la réserve d'eau du sol. Enfin elle est ensemencée par les microorganismes des horizons organiques. La décomposition à ce niveau est donc plus active que dans les strates supérieures;

— dans les prairies, sous climats tempérés, *l'horizon organique de surface* (A_{11}) est un milieu généralement actif du type mull. La matière organique est intimement mélangée à la fraction minérale; la décomposition y est très active, puisque cet horizon est à la fois alimenté par la litière épigée et par la litière racinaire. Il est tamponné par la réserve hydrique du sol. Il subit les fluctuations thermiques de l'atmosphère.

Il convient de distinguer *des horizons organiques profonds* (A_{12}, A_{13}), où les conditions de température, d'humidité, d'aération et d'apport de matériel végétal sont différentes des horizons organiques de surface. SCHARPENSEEL (1974) a montré que dans les sols peu perturbés par la faune et faiblement percolés par des solutions organiques, le temps moyen de résidence de l'humus augmentait avec la profondeur. Ceci a été vérifié par BOTTNER & PEYRONNEL (1977) dans un sol rouge méditerranéen, où la matière organique est récente en surface et de l'ordre de 1 900 à 2 000 ans en profondeur. Il semble qu'une fraction de l'humus soit nettement plus stable en profondeur qu'en surface et que la déshumification y soit moins active.

Dans la figure 1, le profil organique se superpose avec l'horizon *A*. Ce schéma ne tient pas compte de l'illuviation de composés organiques vers les horizons B profonds. Ce phénomène est important dans les sols relativement acides, tels que la classe des sols podzolisés, il est moins intense en milieu herbacé.

Dans un modèle de la décomposition, il conviendrait de tenir compte de tous les compartiments représentés dans la figure 1. Cependant certains parmi eux sont difficilement mesurables et pour d'autres les techniques sont imparfaites.

Les méthodes de séparation des racines vivantes des racines mortes non décomposées constituant la litière racinaire sont encore très aléatoires. Dans la suite de ce travail, ces deux compartiments ne pourront pas être séparés.

L'humus au niveau global est considéré au sens large c'est-à-dire (biomasse microbienne + humus de synthèse microbienne + humus résiduel). Dans le sol, il est intimement mélangé aux racines vivantes et mortes. Les deux compartiments sont séparés par tri manuel puis par séparation densimétrique : l'humus lié à la fraction minérale du sol est plus dense que le matériel végétal libre. Cette séparation est imparfaite parce que la densité du liquide de partage est choisie arbitrairement, 1, 1,6 ou 2. Par ailleurs, dans certains types de sols, des débris non encore décomposés sont cimentés dans des particules organo-minérales, l'ensemble de l'agrégat étant plus lourd, ce matériel rejoint le compartiment humus. L'agitation ultrasonique permet de récupérer une partie de ces composés, mais elle altère en même temps la matière organique. Enfin dans certains sols, la dégradation du matériel végétal jusqu'à l'humus résiduel est progressive, il est alors difficile d'établir une limite entre ces deux compar-

timents. D'autres techniques, telles que la séparation par granulométrie avec ou sans agitation ultrasonique, sont actuellement proposées.

Dans la figure 1, l'humus apparaît déjà au niveau de la litière épigée, en effet celle-ci est partiellement humifiée avant d'être incorporée au sol. Elle est envahie de champignons et de bactéries et subit des transformations. En l'état actuel des recherches, les méthodes ne permettent pas de séparer dans cette strate l'humus du matériel végétal non encore décomposé.

Dans le sol la délimitation entre horizons A_{11}, A_{12}, A_{13} etc., est basée sur des critères morphologiques du profil. Il s'agit en fait dans le cas général de variations progressives et les limites sont arbitraires.

En définitive, les compartiments globaux de la décomposition schématisés dans la figure 1 représentent les stades essentiels du transfert du carbone et de l'azote, de la plante vivante à la litière puis à l'humus. Cependant pour certains d'entre eux, les techniques de séparation sont imparfaites et le compartiment est alors défini simplement par la méthode qui permet de le mesurer.

2. — SCHÉMA GLOBAL DE LA BIODÉGRADATION

La figure 2 représente les différentes voies ou les différents modes de transferts du carbone et de l'azote entre les compartiments définis précédemment. Parmi eux, certains ont été regroupés, d'autres ne sont pas mentionnés; ceci est dû essentiellement à l'imperfection ou à l'imprécision des méthodes de mesure.

Deux types de transferts sont représentés. Les uns correspondent à des flux de carbone et d'azote dans l'espace entre deux strates; c'est le cas du passage des éléments de la litière vers le sol. Pour d'autres, il s'agit d'une bioconversion telle que la transformation de la litière racinaire en humus sans circulation entre strates. On passe d'une structure végétale à une structure humique.

On admet que le matériel végétal mort, encore sur pied, non utilisé par les animaux subit une faible biodégradation: il rejoint la litière essentiellement par gravité; le tassement par les animaux, l'intensité des pluies et la neige, semblent jouer un rôle important; mais peu de données existent dans ce domaine.

Lors de la sénescence, les teneurs en N, P et K diminuent dans les feuilles et les tiges jaunissantes, ces éléments sont transférés vers les organes restés vivants. Lors du passage au matériel jaune ou gris puis à la litière, le C/N diminue d'une manière appréciable, en particulier durant le vieillissement des litières. Ceci est dû au départ de CO_2, le carbone et l'azote sont en effet partiellement minéralisés, mais N est probablement réorganisé rapidement. Comme il a été dit précédemment, cette humification dans la litière n'est pas mesurable et dans cette strate, litière épigée et humus sont regroupés. Les composés carbonés et azotés non minéralisés de ce compartiment rejoignent le sol par enfouissement sous l'action de la faune et par entraînement sous forme de composés hydrosolubles. Le matériel qui transite à travers le tube digestif des vers de terre est finement broyé mais dans les fèces, il conserve partiellement sa structure végétale reconnaissable. Il est cependant considéré comme humifié parce que les techniques ne permettent pas de le séparer de l'humus. Dans la figure 2, le transfert F est donc toujours accompagné du transfert H.

La litière racinaire et les racines vivantes sont dans un même compartiment. Celui-ci est redistribué par la faune du sol à travers le profil ou bien minéralisé et humifié directement sans transiter par le tube digestif des animaux.

FIG. 2. — Schéma global de la décomposition.

G : transferts par gravité.
S : composés hydrosolubles.
F : transferts par la faune du sol.
H : transferts entre compartiments par bioconversion (transformations biochimiques dues aux microorganismes).
Nm : azote minéral.

Ce schéma présente uniquement la minéralisation nette de l'azote, puisque au niveau global N minéral réutilisé pour les synthèses microbiennes n'est pas pris en compte. On considère aussi que l'azote minéral apparaît uniquement dans le matériel humifié, le C/N élevé des litières favorise en effet une réorganisation rapide de l'azote. Dans le sol il peut migrer à travers le profil ou être utilisé par la végétation dans chacun des horizons.

Un seul compartiment de CO_2 commun à l'ensemble du système est défini, alors que la minéralisation, en particulier la minéralisation primaire, est active dans tous les compartiments; il n'est en effet pas possible de la mesurer individuellement.

Enfin, la figure 2 ne tient pas compte de l'exsudation racinaire, de la minéralisation ni de l'humification des exsudats. Ces phénomènes sont peut-être importants comme l'ont montré SAUERBECK & JOHNEN (1977), mais ils sont difficilement quantifiables.

Ce schéma est donc très global et la définition des compartiments ou des transferts est étroitement liée à la signification des méthodes d'extraction, de séparation ou de mesure. Ultérieurement (§ 7), le compartiment humus sera davantage subdivisé.

3. — CHOIX DES MÉTHODES DE MARQUAGE

Le but des recherches est d'étudier le flux du carbone et de l'azote à travers les compartiments de la figure 2. Les méthodes utilisées consistent à introduire dans la plante du ^{14}C par photosynthèse et ^{14}N par absorption en concentration suffisante, pour que lors de la décomposition de ce matériel, ces isotopes puissent être décelés dans les différents compartiments du sol.

Trois techniques permettent le marquage. La première, utilisable surtout pour le ^{14}C, consiste à placer *in situ* une enceinte climatisée au-dessus de la végétation durant une période relativement courte de l'ordre d'une journée. Dans l'enceinte le CO_2 est fortement marqué (200 à 500 μ Ci/g de C), pour que le ^{14}C assimilé par les plantes soit en quantité suffisante (Dahlman & Kucera, 1969; Warembourg & Paul, 1973). Le traceur est distribué d'une manière hétérogène dans les organes, suivant la répartition des assimilats et le stade de croissance. Cette technique est intéressante parce qu'elle est utilisable sur le terrain et qu'elle ne perturbe pas le milieu. Elle demande un contrôle efficace des paramètres tels que la température et l'humidité à l'intérieur de l'enceinte et ceci limite la durée du marquage. La quantité totale de ^{14}C introduit dans la végétation reste donc relativement faible. Elle est en concentration suffisante pour étudier la distribution du carbone dans les différents organes de la plante au niveau de la respiration ou de l'exsudation des racines, mais elle est trop faible dès que le traceur est dilué dans les compartiments du sol où la masse de carbone non marqué préexistant est importante. Le ^{14}C est alors difficilement décelable; en outre, comme l'ont montré Dahlman & Kucera (1969), la répartition du traceur dans le sol est aussi très hétérogène. Par ailleurs, la distribution du carbone marqué dans tous les organes de la plante, ne permet pas de distinguer au niveau du sol ce qui vient des parties aériennes de ce qui vient des racines. Enfin, cette méthode ne permet pas le marquage au ^{15}N sans marquer simultanément les compartiments du sol. Le traceur ne permet ainsi plus de mesurer le flux de l'azote de la plante au sol et à travers ces compartiments.

Une autre technique consiste à marquer des plantes d'une manière intégrale depuis la graine jusqu'au stade adulte. Les plantes croissent dans une enceinte phytotronique dont un schéma est représenté dans la figure 3. L'unique source de $^{14}CO_2$ a une activité spécifique connue et constante durant toute la période de croissance, elle est choisie généralement entre 20 et 100 μ Ci/g de C. L'azote est apporté dans la solution nutritive sous une seule forme, nitrate ou ammonium, dont le rapport isotopique est également connu et constant. Si on admet que les éléments apportés par la graine non marquée sont négligeables, les plantes sont donc marquées d'une manière homogène dans tous les organes et dans toutes les fractions biochimiques. Le marquage effectué sur des espèces annuelles permet d'obtenir des plantes adultes qui sont arrivées au terme du cycle de croissance.

Ce matériel est incorporé au sol en simulant une litière racinaire ou bien il est disposé à la surface comme litière épigée. Ceci permet de suivre les deux voies d'entrée dans le compartiment sol.

La simulation nécessite du matériel marqué d'une manière homogène, c'est-à-dire dont les constituants, tels que la cellulose ou la lignine, ont la même activité spécifique et les composés de l'azote le même rapport isotopique. L'expérience a montré que la quantité totale de traceur introduite dans le système était suffisante; ^{14}C et ^{15}N sont en effet aisément décelables, dans les compartiments du sol et dans ceux de l'humus (§ 7). Cette technique est probablement aussi la seule qui permette

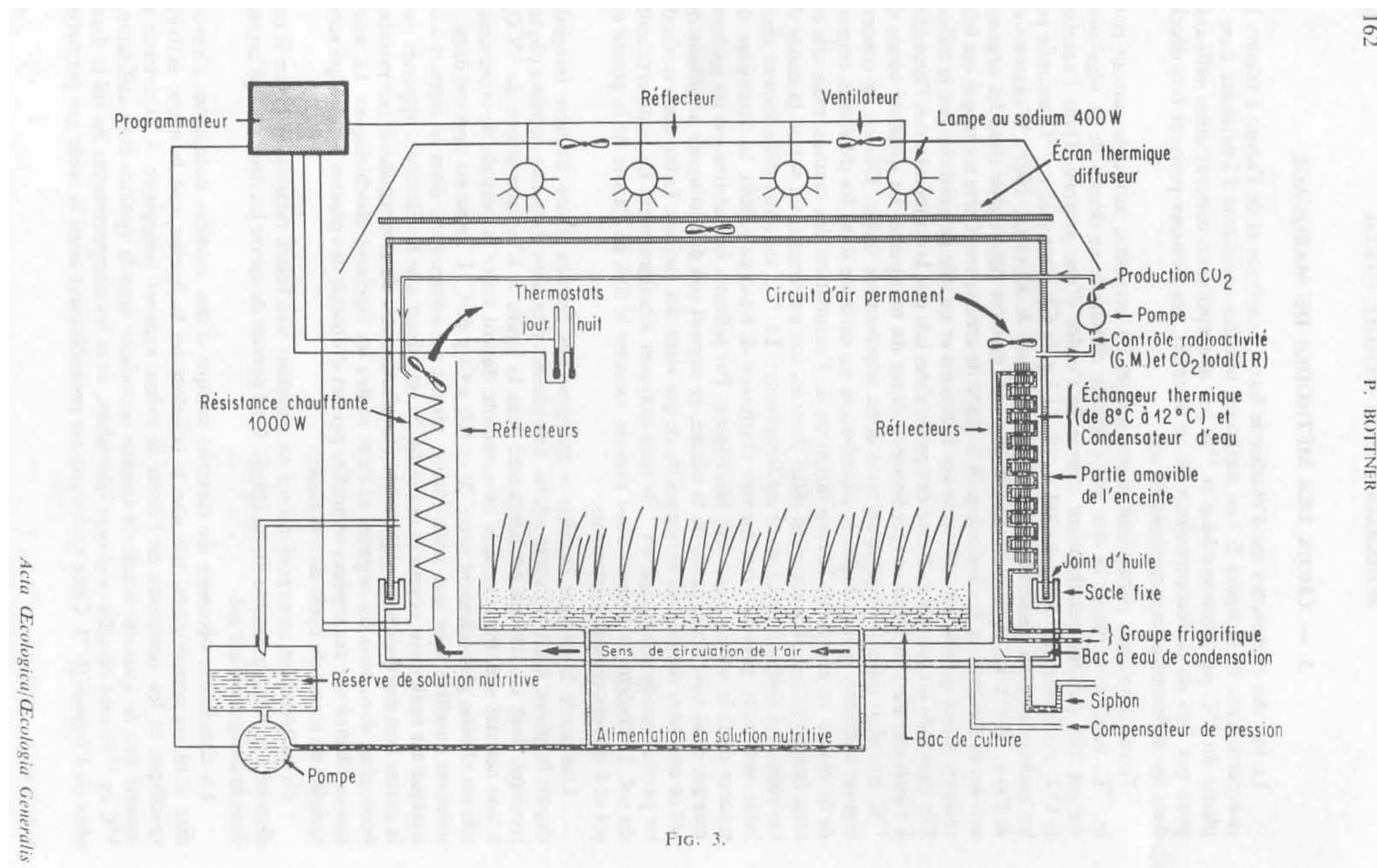

Programmateur
Réflecteur
Ventilateur
Lampe au sodium 400 W
Écran thermique diffuseur
Production CO_2
Pompe
Contrôle radioactivité (G.M.) et CO_2 total (I.R.)
Thermostats
jour
nuit
Circuit d'air permanent
Résistance chauffante 1000 W
Réflecteurs
Réflecteurs
Échangeur thermique (de 8°C à 12°C) et Condensateur d'eau
Partie amovible de l'enceinte
Joint d'huile
Socle fixe
Groupe frigorifique
Bac à eau de condensation
Sens de circulation de l'air
Réserve de solution nutritive
Siphon
Compensateur de pression
Alimentation en solution nutritive
Bac de culture
Pompe

FIG. 3.

un marquage homogène en ^{15}N. Cultivées en solutions nutritives, les plantes ont cependant un C/N anormalement bas. Par ailleurs l'incorporation du matériel dans le sol perturbe le milieu en particulier dans les formations herbacées. Elle a par contre été utilisée sans inconvénient dans les agrosystèmes en simulant l'enfouissement de résidus de cultures (§ 6).

Une technique intermédiaire consiste à marquer des végétaux dans des monolithes de sol en chambre phytotronique durant une période suffisamment longue. Ceci permet d'obtenir un système racinaire marqué en place et non perturbé si ce n'est par les parois du monolithe. Le ^{14}C est également en concentration suffisante dans la plante pour être décelé dans les compartiments de l'humus. Cette technique ne permet pas par contre le marquage des végétaux en ^{15}N sans marquer également le sol. Comme précédemment, le $^{14}CO_2$ est produit suivant la demande au niveau de la photosynthèse. Mais le sol des monolithes constitue une autre source de CO_2 qui elle n'est pas contrôlée. Elle modifie l'activité spécifique du $^{14}CO_2$. Cette technique exige donc un dispositif qui maintient cette activité à un niveau constant, afin d'obtenir un matériel homogènement marqué.

A leur sortie de la chambre, les monolithes sont replacés sur le terrain; on élimine régulièrement la litière qui apparaît de telle sorte que le système racinaire constitue l'unique entrée de matériel végétal marqué dans le sol.

FIG. 3. — Schéma d'une chambre de marquage.

C'est une enceinte hermétique (L = 120 cm; l = 80 cm; h = 90 cm) avec un socle fixe en zinc et une partie amovible en plexiglass, un bain d'huile assure l'étanchéité entre les deux. Elle est éclairée par 4 ou 5 lampes de vapeur de sodium haute pression de 400 W chacune, extérieures à l'enceinte, et des réflecteurs au-dessus et sur les quatre faces de la chambre. Les lampes étant neuves, l'intensité lumineuse est de 60 000 lux.

Une série de ventilateurs et un écran thermique de verre trempé de 5 mm d'épaisseur évitent la surchauffe du plexiglass au plafond de la chambre. A l'intérieur, l'air est pulsé en permanence d'abord sur des échangeurs thermiques maintenus entre 8 et 12° C par un groupe frigorifique de 1,5 CV, puis sur des résistances chauffantes de 1 000 W; celles-ci réchauffent l'air par intermittence grâce à 2 thermomètres de contact réglés à 15° C pour la nuit et 25° C pour le jour. Un sac en plastique à double paroi, hermétique de 250 l permet de compenser la variation de la pression due à la variation de température. Les plantes croissent à partir de jeunes plantules de 2 ou 3 jours, ou de graines dans un bac de culture (L = 90 cm; l = 50 cm; h = 30 cm) sur du sable silicieux grossier, assurant un bon drainage. Dix fois par jour, une solution nutritive est pompée dans le bac où elle séjourne pendant une heure, puis retourne dans le réservoir. Si la solution nutritive n'est pas marquée, elle est renouvelée périodiquement. En présence de ^{15}N, l'azote se trouve sous une seule forme, NO_3 ou NH_4, marqué à 8 ou 10 % suivant l'expérimentation; la solution n'est alors pas renouvelée, mais on ajuste journellement son volume avec une solution fraîche et on ramène tous les deux jours son pH à 5,5.

L'eau d'évaporation est piégée sur les échangeurs thermiques (8 à 12°), recueillie dans un bac à eau de condensation et éliminée à l'extérieur en passant par un siphon. La teneur en CO_2 dans l'enceinte est contrôlée en permanence par un analyseur à infra-rouge (*IR*). Ce CO_2 est produit à partir d'une solution 2N $Na_2{}^{14}CO_3$ qui tombe gouttes à gouttes dans une solution de H_2SO_4 au demi; la production est contrôlée par le signal infra-rouge de telle sorte que la teneur en $^{14}CO_2$ dans la chambre varie autour de 350 ppm durant la journée. Pendant la nuit l'accumulation de CO_2 due à la respiration des plantes est plus importante, elle est résorbée dès les premières heures de la matinée.

La radioactivité est mesurée par compteur Geiger-Muller (G. M.); l'activité spécifique de la solution de $Na_2{}^{14}CO_3$ varie suivant les expériences entre 20 et 70 μ Ci/g de *C*. Le renouvellement de H_2SO_4 pour la production de $^{14}CO_2$, le rajustement du volume et du pH de la solution nutritive sont opérés manuellement. Par contre, les rythmes jour-nuit de la lumière et de la température, la circulation de la solution nutritive entre le bac de culture et le réservoir et le maintien de la teneur en $^{14}CO_2$ dans l'enceinte sont programmés. Si la température dans l'enceinte dépassait 35° C, un dispositif de sécurité arrêterait l'ensemble du mécanisme, excepté la ventilation extérieure et intérieure et le refroidissement. Trois entrées à gants permettent d'intervenir dans l'enceinte durant le marquage; au semis et à la récolte, on sépare la partie amovible en plexiglass du socle fixe. Un marquage homogène de blé de printemps (C. V. Florence-Aurore) demande de l'ordre de 2 à 2,5 mois depuis les jeunes plantules jusqu'à la sénescence.

4. — DÉCOMPOSITION DES PARTIES AÉRIENNES

A) Principe du dispositif expérimental (Dietz & Bottner, 1980)

L'expérience est menée *in situ* dans une pelouse à *Brachypodium phoenicoides* mise en défens. Deux types de litières marquées au ^{14}C sont utilisées : *Brachypodium phoenicoides*, matériel difficilement biodégradable et *Lolium perenne* (ray grass), à décomposition plus rapide. Le sol est calcaire, les précipitations sont de l'ordre de 750 mm/an et le climat est du type méditerranéen humide à subhumide.

Les litières sont disposées sur des monolithes de sol non perturbé avec la végétation d'origine en place (hauteur = 30 cm, diamètre = 20 cm). A chacun d'eux on ajoute 4 à 5 vers de terre vivants d'une biomasse totale de 8 g. Les monolithes sont fermés à la base par un filet de nylon pour maintenir les vers en place. La litière se trouve à la surface du monolithe, à la base de la végétation à raison de 10 g de matériel par monolithe, coupée en fragments de 1 cm de long. Un dispositif évite une éventuelle dispersion du matériel et la contamination par le vent.

De la même manière, la litière est disposée à la surface de cylindres de sol de 30 cm de haut et 5,5 cm de diamètre, sans vers de terre. Le sol préalablement homogénéisé a été reconstitué par tranches de 5 cm et tassé avec une pression suffisante pour atteindre une densité apparente identique à celle du sol non perturbé. Les litières sur monolithes et colonnes sont identiques, compte tenu des surfaces respectives.

Deux cylindres et deux colonnes sont prélevés suivant le rythme de temps indiqué dans les figures 4, 5 et 6. Ils sont découpés horizontalement et verticalement afin de mesurer la distribution du radiocarbone dans le sol en fonction de sa profondeur ainsi que son degré d'homogénéité.

B) Vitesse de disparition des litières marquées

La figure 4 montre sur échelle arithmétique et semi-logarithmique la radioactivité qui subsiste dans la litière en fonction du temps. On peut ajuster les valeurs obtenues à des fonctions exponentielles.

Si y_0 = la radioactivité initiale de la litière.
y = la radioactivité mesurée au temps t exprimé en semaines.

On a pour le brachypode en présence de lombriciens :

$$y/y_0 = 0{,}78\ e^{-0{,}033t}$$

le temps de disparition de 50 % du matériel : $t/2$ = 20 semaines.

Pour le ray grass avec lombrics on a :

$$y/y_0 = 0{,}901\ e^{-0{,}103t} \qquad t/2 = 6 \text{ semaines.}$$

Pour le ray grass sans lombrics :

$$y/y_0 = 0{,}975\ e^{-0{,}044t} \qquad t/2 = 15 \text{ semaines.}$$

Les litières disparaissent donc toutes relativement vite. Pour le ray grass le processus est plus rapide que pour le brachypode et les lombriciens ne l'activent que durant les premières semaines; au bout d'un an les résultats sont identiques en présence ou en absence de vers.

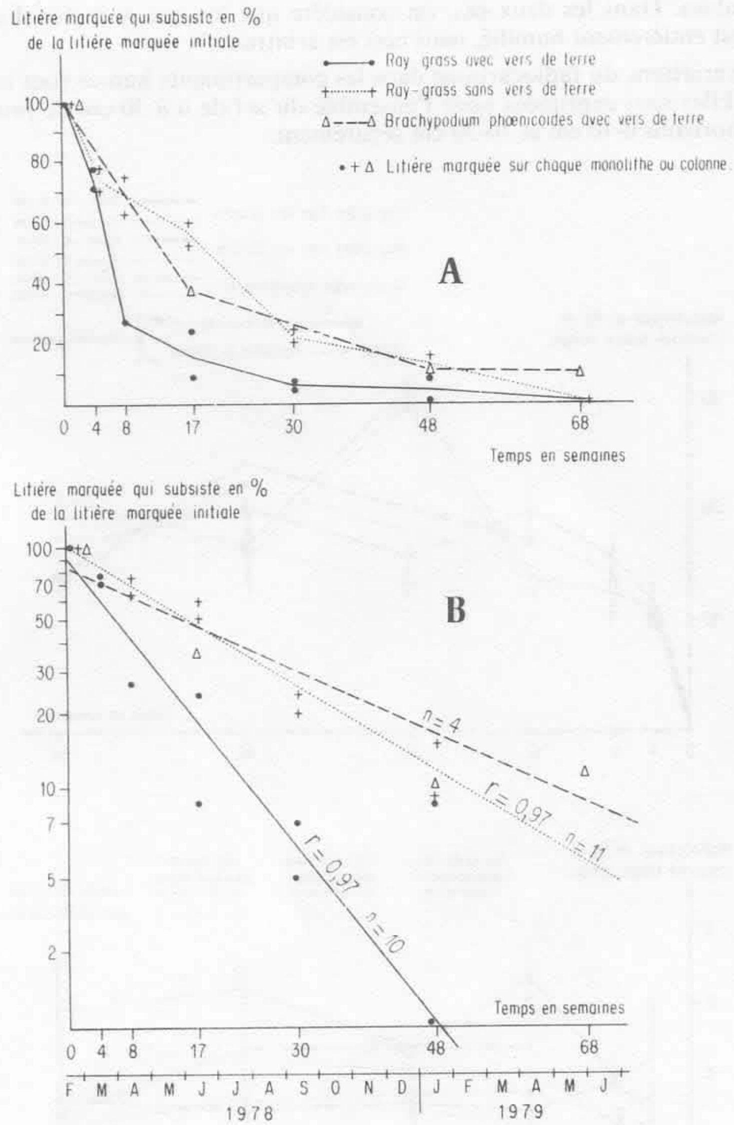


FIG. 4. — Vitesse de disparition du radiocarbone dans les litières.

A : échelle arithmétique.
B : échelle semi-logarithmique.

La disparition est due d'une part à une minéralisation partielle du carbone (CO_2) avec simultanément humification et d'autre part à un entraînement vers le sol qui dans la figure 2 est représenté par le compartiment humus. Les transferts sont essentiellement de deux types : entraînement par les vers de terre et sous forme de composés

hydrosolubles. Dans les deux cas, on considère que lorsque le matériel arrive dans le sol, il est entièrement humifié, mais ceci est arbitraire.

Les variations du radiocarbone dans les compartiments humus sont représentées figure 5. Elles sont exprimées pour l'ensemble du sol de 0 à 30 cm de profondeur et pour les horizons 0-10 cm et 10-30 cm séparément.

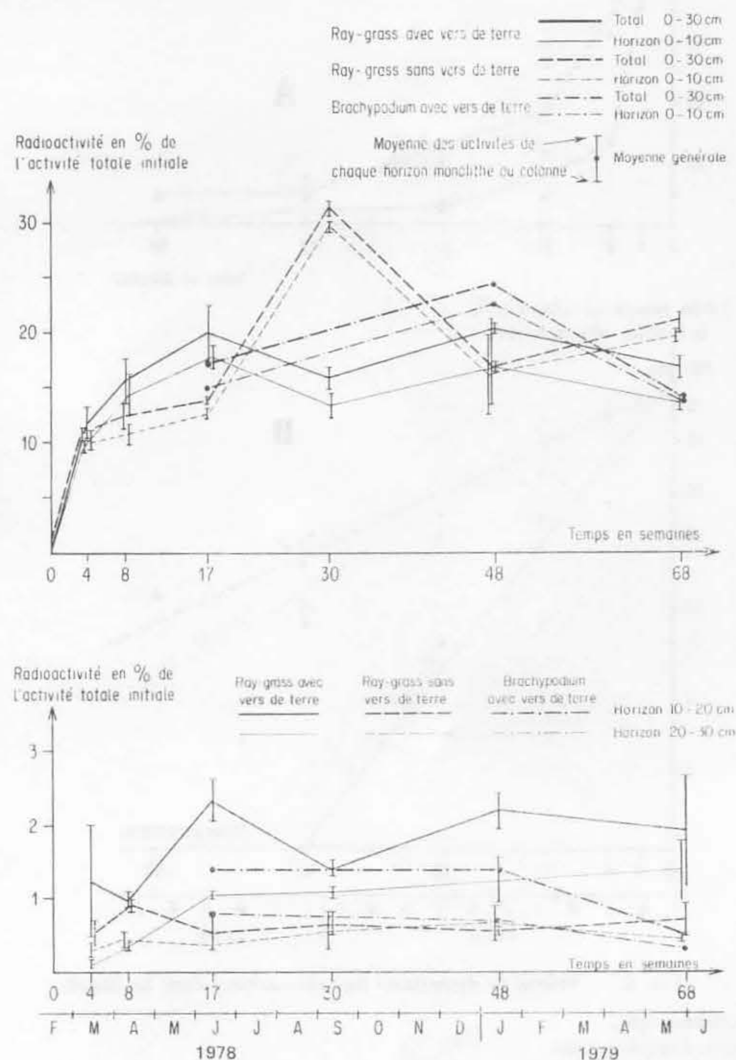


FIG. 5. — Variation du radiocarbone dans les compartiments humus.

Pour ce modèle expérimental, le radiocarbone qui entre dans le sol provient uniquement de la litière, il le quitte exclusivement sous forme de $^{14}CO_2$. En présence

de lombrics, le bilan est positif durant 17 semaines pour le ray grass et 48 semaines pour le brachypode, puis le ^{14}C diminue lentement dans les deux cas. La radioactivité reste essentiellement localisée dans l'horizon organique de surface 0-10 cm, puisque au-delà on retrouve moins de 2,5 % du ^{14}C initial.

En absence de vers de terre, les variations sont plus brusques : après une phase lente apparaît en septembre un pic important à 30 % du radiocarbone initial, puis ^{14}C diminue rapidement jusqu'en hiver. Cette perte n'est pas due à une illuviation vers les horizons profonds, mais à la minéralisation. Comme précédemment, ^{14}C est concentré dans l'horizon de surface, il est encore moins abondant dans les strates inférieures qu'en présence de vers de terre.

Les monolithes et les colonnes de sol ont été prélevés chaque fois en double, les dosages ont été effectués sur 10 échantillons pour chaque horizon. Les valeurs obtenues sont relativement dispersées (fig. 5) et il n'a pas été possible d'assimiler les variations de ^{14}C dans ce compartiment à une fonction mathématique. Cette distribution relativement disparate est due à l'hétérogénéité du sol qui a été conservé intact dans les monolithes, à l'activité également hétérogène des vers de terre ainsi qu'à la circulation irrégulière des composés hydrosolubles; mais elle est aussi due aux variations pédoclimatiques qui ne sont pas intégrées dans ces résultats.

C) Minéralisation globale : variation du compartiment $^{14}CO_2$

Les techniques utilisées ne permettent pas de mesurer en continu le CO_2, ni de distinguer celui qui vient des compartiments pris individuellement (fig. 2). On estime le dégagement global de CO_2 selon l'équation : matériel marqué initial au temps 0 = (litière au temps t) + (humus du sol au temps t) + (CO_2 dégagé depuis le temps 0). En effet la migration de composés au-delà de 30 cm est négligeable et les analyses tiennent compte du $^{14}CO_2$ éventuellement immobilisé dans le sol sous forme de carbonates en milieu calcaire. Tous les éléments de l'équation sont mesurables excepté le CO_2. La figure 6 donne pour le ray grass les variations du ^{14}C dans les compartiments litière + humus du sol (c'est donc l'ensemble du radiocarbone qui n'est pas encore minéralisé) en % du ^{14}C du matériel marqué total initial. Sans lombriciens,

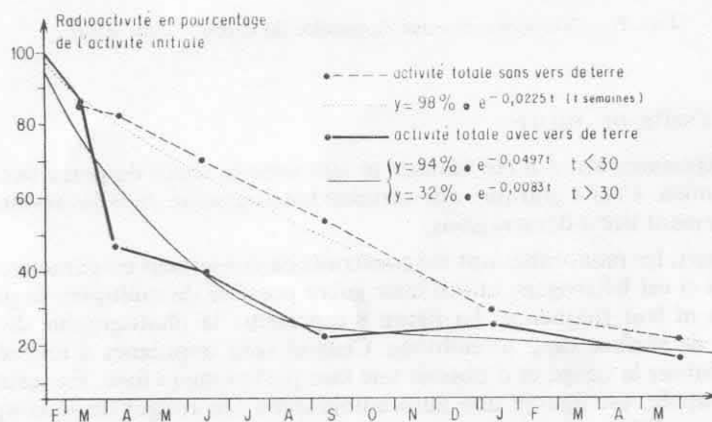


Fig. 6. — Variation du radiocarbone dans l'ensemble sol + litière.

les valeurs se regroupent selon une fonction exponentielle d'équation $y/y_0 = 98\,e^{-0,0225t}$ (t = en semaines); en présence de vers de terre c'est une double fonction : $y/y_0 = 94\,e^{-0,0497t}$, $t < 30$; $y/y_0 = 32\,e^{-0,0083t}$, $t > 30$. Comme pour la litière, le matériel est minéralisé plus rapidement en présence de lombriciens, mais cette différence n'apparaît que durant les premières semaines.

On connaît donc les fonctions selon lesquelles décroît dans le temps l'ensemble des deux compartiments litière + humus du sol (fig. 6). On connaît aussi celles qui correspondent à la variation du compartiment litière considéré isolément (fig. 4). Mais les valeurs étaient trop hétérogènes pour assimiler la variation du compartiment humus du sol à une fonction mathématique (fig. 5). Celle-ci peut cependant être obtenue par différence entre les équations de régression. Elle est représentée dans la figure 7, en même temps que les valeurs mesurées déjà données dans la figure 5. On constate que les valeurs calculées et mesurées sont sensiblement différentes en particulier pour le système ray grass sans vers de terre où les mesures sont particulièrement dispersées.

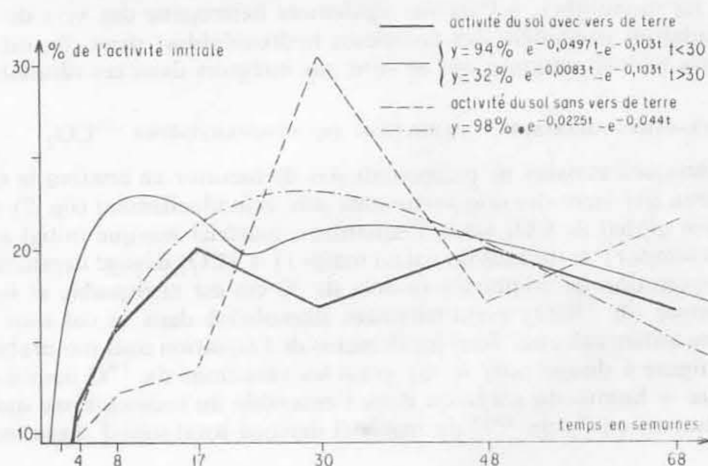


FIG. 7. — Variation mesurée et calculée du carbone dans le sol.

D) HÉTÉROGÉNÉITÉ DU MILIEU

Cette expérimentation a été réalisée *in situ* avec le souci de perturber le moins possible le milieu. Ceci a entraîné une certaine hétérogénéité dans les résultats et elle est essentiellement liée à deux raisons.

D'une part, les monolithes ont été construits en conservant les caractères initiaux du sol. Celui-ci est hétérogène et il n'était guère possible de multiplier le nombre de prélèvements ni leur fréquence. La figure 8 représente la photographie de la coupe de l'horizon de surface de 2 monolithes. Ceux-ci sont imprégnés d'une résine permettant de réaliser la coupe et d'obtenir une face parfaitement lisse. En surimposition à la photographie, est figurée une autoradiographie (en rouge) de la coupe de sol correspondante. Elle montre l'hétérogénéité du marquage qui se manifeste autant par sa distribution dans l'horizon que par son intensité. Comme l'ont montré DIETZ

& BOTTNER (1980), le marquage faible mais généralisé du prélèvement après 17 semaines d'expérience représente les composés hydrosolubles illuviés. Le marquage beaucoup plus intense mais très irrégulier, localisé surtout en surface (5 à 7 cm) du monolithe prélevé après 48 semaines, représente le matériel incorporé par les lombrics. L'hétérogénéité est donc due au sol et à l'activité des vers de terre.

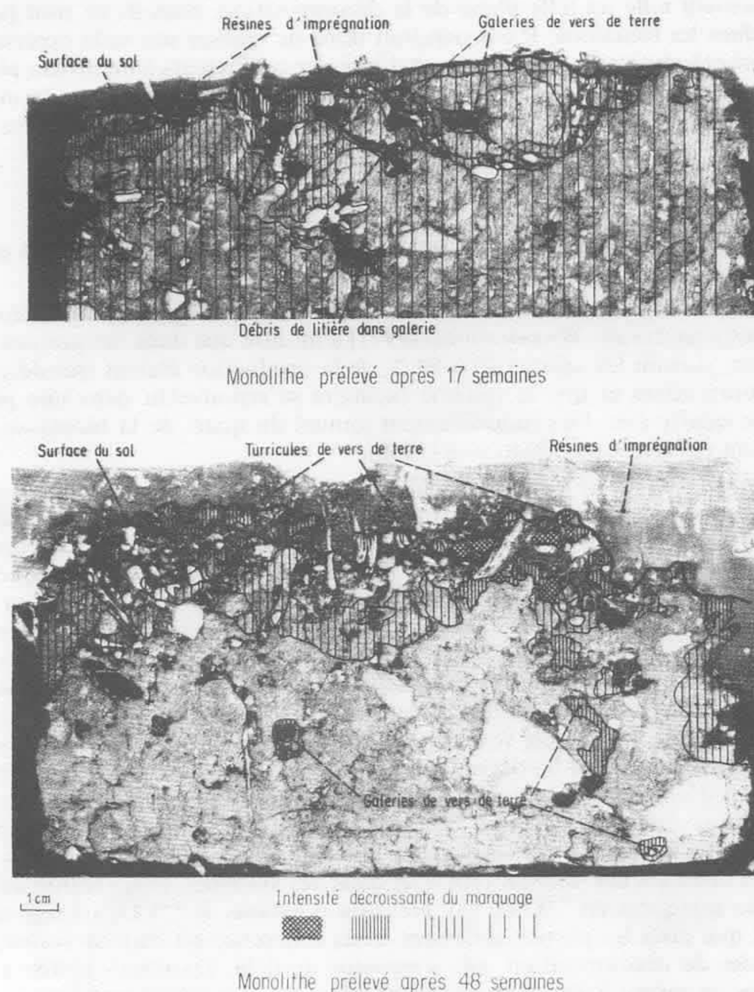


FIG. 8. — Photographies et autoradiographies de coupes de sol (horizon 0-10 cm). L'intensité du marquage observé sur les autoradiogrammes est figuré par des hachures.

Les résultats ont pu être assimilés à des fonctions mathématiques dans le compartiment litière, parce que le matériel végétal marqué a été disposé à la surface du sol d'une manière homogène. Ce compartiment a été artificiellement homogénéisé au début de l'expérience; mais il n'en est plus de même dans le compartiment humus

dont les rythmes d'entrée et de sortie sont irréguliers et dont le marquage est distribué d'une manière désordonnée dans l'espace.

D'autre part, bien que les paramètres pédoclimatiques tels que la température et l'humidité aient été mesurés, il n'a pas été possible de les intégrer dans le modèle. Ils jouent un rôle important au niveau global en accélérant ou en freinant les processus et ils varient dans une large mesure d'une saison à l'autre. Ils ont servi à interpréter empiriquement telle ou telle phase de la décomposition, mais ils ne sont pas pris en compte dans les fonctions. Il conviendrait donc de réaliser une telle expérimentation à humidité et température constantes et d'intégrer ces facteurs à un niveau plus global. Ces imperfections ajoutées à celles des méthodes de séparation ou de mesure des compartiments expliquent le caractère fragmentaire et l'imperfection de ces données.

5. — DÉCOMPOSITION DU SYSTÈME RACINAIRE

Un travail relativement récent sur la décomposition des racines a été publié par WAID (1974). Ce paragraphe sera donc relativement bref.

En milieu herbacé de l'ordre de 50 % du matériel végétal total se trouve dans les organes souterrains. WAREMBOURG (1977) a montré que dans des prairies pérennes du Canada, suivant les saisons 40 à 50 % de la production étaient transférés vers les parties souterraines et que le système racinaire se renouvelait dans une période de l'ordre de quatre ans. Le renouvellement annuel du quart de la biomasse racinaire a également été vérifié par DAHLMAN (1968).

Le matériel végétal d'origine racinaire se décompose plus lentement que celui qui provient des parties aériennes. En effet, SMITH (1966) a incubé au laboratoire durant 59 jours, à température et humidité optimales, des feuilles, des tiges et des racines de différentes plantes telles que du maïs, du blé et du soja marqués uniformément au ^{14}C et incorporés au sol sous forme de matériel végétal jeune ou de matériel mûr. Dans tous les cas, le $^{14}CO_2$ dégagé des échantillons incubés avec les racines était moins abondant que dans le cas des sols ayant reçu du matériel aérien. Cette différence est observée même si le matériel végétal a été broyé en fines particules (1,2 et 0,3 mm). SMITH (1966) a montré qu'elle n'est pas due à un manque d'azote dans les composés végétaux. Selon WAID (1974) il s'agirait de la présence plus importante de composés difficilement biodégradables dans les racines que dans les parties aériennes ou bien d'une concentration de produits toxiques plus grande dans les racines. D'après SINHA (1972), les racines de céréales sont plus riches en composés phénoliques et en lignine que dans les tiges et les feuilles. De la même manière, JENKINSON (1965) et SINHA (1972) montrent que, dans des systèmes d'incubation de sol avec des racines marquées en ^{14}C de ray grass ou d'avoine, le $^{14}CO_2$ dégagé est moins abondant que pour les parties aériennes; cette différence est surtout visible aux premiers stades de décomposition, elle s'estompe au-delà. DAHLMAN (1968) a marqué des plantes en milieu herbacé *in situ* en les plaçant momentanément sous une atmosphère de $^{14}CO_2$ marqué. Il a constaté qu'après les 10 à 14 mois qui suivent le marquage, 48 % du radiocarbone perdu par le système racinaire se trouvent dans l'humus; mais encore quatre mois plus tard, il ne reste que 9 % dans ce compartiment. L'humus issu des racines aurait donc un turnover relativement rapide.

Des recherches récentes ont montré que durant la phase active de croissance des plantes et du développement du système racinaire, on constate une accumulation importante de carbone dans la matière organique du sol et que WAID (1974) appelle rhizo-déposition. Ceci a d'abord été mis en évidence par SHAMOOT *et al.* (1968) sur

des graminées et des légumineuses. Ils ont cultivé ces plantes dans une atmosphère de $^{14}CO_2$ depuis la graine jusqu'au stade adulte. En séparant les racines du sol, il constate que la rhizo-déposition est importante, elle est proportionnelle au développement du système racinaire et représente de 25 à 49 g de matériel pour chaque 100 g de racines formées jusqu'au stade adulte. Des recherches ultérieures ont permis d'apporter quelques précisions sur la nature de ce matériel. Il s'agit probablement de cellules exfoliées, d'exsudation et de mucigel. Les valeurs obtenues par cet auteur sont donc élevées, mais il est vraisemblable qu'une fraction de la rhizo-déposition soit due à un artéfact : les méthodes de séparation des racines ne permettent en effet pas d'éliminer entièrement le matériel végétal du sol; il est probable qu'une partie des poils absorbants subsiste dans le sol. Plus récemment SAUERBECK & JOHNEN (1977) ont mis en évidence des phénomènes identiques. Dans des expériences de marquage sur des cultures de blé et de moutarde, lors de la récolte le radiocarbone qui se trouvait dans le sol était de 20 à 50 % plus élevé que celui qui se trouvait dans la biomasse racinaire isolée mécaniquement. En outre, trois fois plus que le carbone marqué qui subsiste dans les racines a déjà été minéralisé en CO_2 durant la période de croissance. Parmi ce CO_2 les 4/5 viennent de la décomposition microbienne de matériel racinaire et 1/5 seulement vient de la respiration des racines. Les auteurs concluent que suivant cette expérience, dans un champ de blé, après récolte des parties aériennes, le matériel organique soumis à la décomposition est de 3-4 fois plus important que le système racinaire qui subsiste.

Ces résultats surprenants montreraient que la rhizo-déposition est considérable. Mais il reste à démontrer quelle est la nature de ces composés.

6. — UN CAS SIMPLE DE SIMULATION : LE MODÈLE AGRONOMIQUE

En milieu herbacé, les transferts des organes vivants de la plante vers le sol s'effectuent suivant des rythmes saisonniers. La litière est incorporée à l'humus en fonction de l'activité des lombriciens ou en fonction de la production puis de l'illuviation des composés hydrosolubles. De même la litière racinaire apparaît suivant la mort ou le renouvellement des racines. Dans ces milieux, la simulation des litières épigées et racinaires doit donc tenir compte du rythme d'arrivée du matériel. Dans l'expérience présentée au § 4, la litière a été mise en place au mois de février : ceci est justifié, en effet l'observation montre que le matériel végétal mort est particulièrement abondant durant l'hiver et au début du printemps et que la litière est de toute façon présente durant toute l'année.

Les agronomes utilisent des systèmes expérimentaux adaptés aux milieux culturaux labourés et dont l'objet est d'étudier le devenir des résidus de culture. Ils considèrent que ceux-ci arrivent au sol en une seule fois, soit au moment du labour d'enfouissement pour les parties aériennes, soit lors de la mort des plantes annuelles pour les racines. L'expérimentation consiste alors à incorporer au sol du matériel végétal marqué en une seule fois à une période choisie suivant les systèmes culturaux et à le suivre dans les compartiments en fonction du temps. Les années suivantes, le sol est aéré et homogénéisé et on incorpore du matériel non marqué en simulant ainsi le travail du sol et les assolements successifs. Ces modèles négligent également l'apport au sol d'exsudats racinaires; les techniques ne permettent pas encore en effet de les quantifier; on considère donc que les composés carbonés du sol viennent exclusivement des résidus de culture. Ces modèles ont l'avantage d'être simples; dans l'éco-

système herbacé, ils permettent en particulier d'expliquer la variation du ^{14}C dans le compartiment humus du sol. En effet, les variations du radiocarbone dans l'humus présentées figure 4 correspondent au bilan global des entrées du matériel marqué dans le sol et leurs sorties sous forme de CO_2. Les entrées sont probablement continues et variables dans le temps. Dans le sol les constituants marqués de l'humus se trouvent donc à des stades d'évolution très divers. L'utilisation du modèle agronomique permet d'étudier le devenir du matériel marqué qui entre dans le sol en une seule fois à un moment donné.

Plusieurs expériences ont été réalisées dans ce domaine sous des conditions bioclimatiques différentes (JENKINSON, 1965; FÜHR & SAUERBECK, 1968; OBERLANDER & ROTH, 1968; MC GILL *et al.*, 1972; JENKINSON & AYANABA, 1977; SAUERBECK & GONZALÈS, 1977). Elles montrent que le radiocarbone considéré globalement dans le sol, c'est-à-dire matériel non encore décomposé + matériel humifié, disparaissant selon une double fonction exponentielle. La fonction initiale a une pente forte, elle pourrait correspondre à la minéralisation primaire la seconde à pente plus faible serait la minéralisation secondaire.

Deux types de matériaux sont donc soumis à la minéralisation. Un premier groupe disparaît rapidement et serait représenté par des composés du type cellulose, hémicellulose ou des produits de synthèse microbienne facilement biodégradables. Le second à minéralisation beaucoup plus lente est plus difficile à définir, il comprend probablement des composés tels que la lignine plus ou moins dégradée et des fractions humifiées plus résistantes.

Dans ces modèles, les fonctions mathématiques sont toutes exprimées en fonction du temps. L'expérience est réalisée au champ et les paramètres pédoclimatiques tels que la température et l'humidité et les caractères physico-chimiques des différents types de sols n'ont pas été intégrés.

Les avis sont partagés concernant l'importance de ces paramètres. L'humidité et la température sont probablement déterminantes durant la première phase; les résultats sont par contre contradictoires sur les facteurs intervenant durant la seconde étape de la décomposition. Selon JENKINSON & AYANABA (1977) les conditions climatiques restent déterminantes, d'après SAUERBECK & GONZALÈS (1977), elles joueraient un moindre rôle ainsi que les types de sols.

Il est probable que ces données puissent être utilisées dans les systèmes herbacés; en effet, comme dans ces modèles expérimentaux, les litières racinaires et le matériel qui transite à travers le tube digestif des lombriciens se trouvent intimement mélangés au sol. Cette minéralisation du matériel en deux étapes n'a pas pu être démontrée dans la figure 4, puisque dans cette expérimentation le matériel arrive en continu dans le sol. Ces modèles concernent exclusivement le carbone; peu de données sont disponibles pour l'azote, puisque le matériel végétal marqué au ^{15}N est d'une utilisation relativement récente.

7. — LES COMPARTIMENTS DE L'HUMUS

Parmi les composés organiques du sol, l'humus est largement prédominant, il représente dans la plupart des cas la fraction la plus stable, celle dont le taux de renouvellement est le plus lent. Il joue un rôle important, au niveau de la physique du sol, en particulier dans les propriétés structurales et hydriques. Ses caractères sont également déterminants dans la capacité d'échange et la réserve azotée. Au niveau

global il a été considéré comme un compartiment unique (fig. 2), dont les entrées sont constituées par le matériel végétal non décomposé et les sorties par le CO_2. Il est pourtant très hétérogène dans sa structure biochimique, dans ses liaisons avec la fraction minérale, dans son origine et dans sa résistance à la biodégradation.

Comme il a été dit précédemment au sens large, l'humus englobe tous les composés organiques du sol qui ont perdu leur structure initiale de matériel végétal et qui ne sont pas constitutifs de la biomasse mésofaunique.

Cette définition est morphologique et l'imperfection des méthodes capables de séparer cette fraction du matériel végétal a été discutée dans les chapitres précédents. Au niveau fonctionnel, l'humus au sens large englobe donc les composés qui subsistent dans le sol et qui résultent de la transformation du matériel végétal initial, la biomasse mésofaunique étant exclue.

Ce compartiment renferme d'une part la biomasse microbienne et d'autre part l'humus au sens strict. Comme le montre la figure 9, celui-ci comprend du matériel humifié de deux origines distinctes. Une fraction est constituée des composés relativement stables des cadavres microbiens, elle résulte de l'humification de synthèse microbienne, une autre partie provient des composés végétaux résiduels qui ne sont pas passés par la biomasse microbienne, elle est issue de l'humification résiduelle. L'humus au sens strict renferme donc des composés plus ou moins stabilisés qui ne sont pas ou ne sont plus engagés dans la biomasse. Les méthodes actuelles ne permettent pas de l'isoler de l'humus au sens large; il est calculé par différence.

Les techniques de fractionnement de l'humus sont multiples, il convient de mentionner deux approches essentielles.

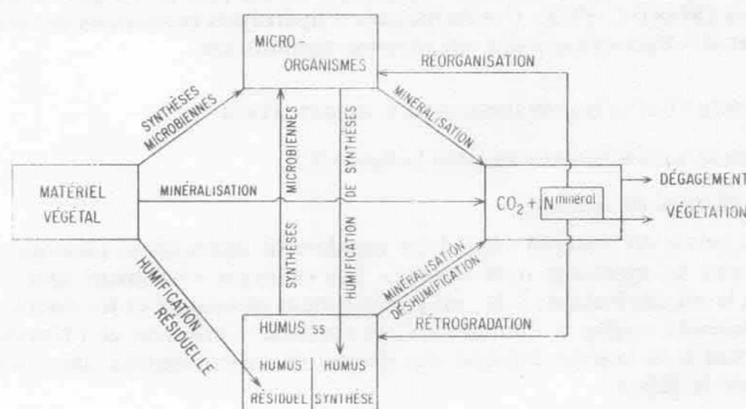


FIG. 9. — Voies de l'humification et compartiments de l'humus.

A) Fractionnements physico-chimiques et leur signification

De nombreuses méthodes d'extraction et de fractionnement sont proposées; les plus classiques consistent à extraire les composés humiques par des solutions tels que NaOH ou $Na_4P_2O_7$ puis de les fractionner en milieu acide, dans l'alcool, ou dans des solutions salines concentrées. Les fractions définies correspondent aux acides fulviques, acides hymatomélaniques, acides humiques bruns et humiques gris et enfin

l'humine. Les caractères physico-chimiques de ces groupes de composés ont été étudiés par de nombreux chercheurs, dont SCHNITZER & KHAN (1972) et FLAIG *et al.* (1975) ont fait la synthèse des travaux.

Ces techniques de fractionnement ont été également utilisées avec des sols marqués au ^{14}C ou au ^{15}N, soit à partir de matériel végétal marqué ou de constituants de végétaux tels que la ^{14}C cellulose ou des ^{14}C-protéines, ou tout simplement des sucres ou de l'acétate (SIMONART & MAYAUDON, 1958, 1961; SÖRENSEN, 1965, 1972; PAUL & MC GILL, 1977; HAIDER & MARTIN, 1980). Il apparaît, à la suite de ces travaux, que les traceurs se trouvent répartis dès le début de l'incubation dans toutes les fractions et que leurs variations sont difficilement interprétables (SAUERBECK & FÜHR, 1968). Il n'est en particulier guère possible d'étudier le transfert des traceurs à travers ces compartiments. Ce fractionnement est défini sur le plan biochimique et physico-chimique mais il est difficilement utilisable pour caractériser des compartiments de la biodégradation en terme de flux.

D'autres techniques consistent à hydrolyser le sol incubé avec des composés marqués, en utilisant des solutions acides de plus en plus concentrées, à froid puis à chaud. Par ces hydrolyses croissantes, JANSSON & PERSSON (1968) ont montré que les fractions les plus facilement hydrolysables étaient enrichies en matériel d'origine microbienne facilement biodégradable, elles contiennent une partie des composés labiles. Par contre, les fractions difficilement biodégradables sont plus résistantes à l'hydrolyse. De la même manière, JENKINSON (1968) a constaté qu'une extraction acide, saline ou basique ménagée permettait d'obtenir des composés relativement labiles. Ceci est également démontré à partir des travaux de datation des composés organiques du sol, au moyen du radiocarbone naturel. Dans les sols où la matière organique est très stable, la fraction hydrolysable est plus jeune que la fraction non hydrolysée (MARTEL, 1972). Ces techniques d'hydrolyses croissantes permettent donc de séparer des fractions qui ont une certaine signification.

B) LES VOIES ET LES COMPARTIMENTS DE L'HUMIFICATION

Celles-ci sont schématisées dans la figure 9.

a) *L'humification de synthèse*

Une partie du matériel végétal est rapidement minéralisée, l'énergie libérée est utilisée pour les synthèses microbiennes. Les cadavres microbiens sont à leur tour soumis à la minéralisation; NH_4 est partiellement réorganisé et les fractions les plus stables donnent origine à l'humus s. s. de synthèse. Cette voie de l'humification est relativement bien connue puisque des dispositifs expérimentaux assez simples permettent de la suivre.

Si un sol est incubé à température et humidité contrôlées ou bien au champ en présence d'un composé marqué, facilement biodégradable tel que du ^{14}C-glucose, du ^{14}C-acétate (SÖRENSEN & PAUL, 1971) ou bien du ^{15}N-NH_4, on constate qu'il disparaît très rapidement du milieu. Ces composés sont assimilés par les microorganismes, partiellement minéralisés et en partie utilisés pour les synthèses microbiennes. Il convient cependant de tenir compte pour l'ammonium de la rétrogradation, si NH_4 a été ajouté à une concentration relativement forte; la molécule est alors intégrée dans la structure colloïdale de l'humus ou du complexe argilo-humique, sans passer par la biomasse microbienne.

Dans l'expérience de la figure 10 du ^{14}C-glucose est incubé dans deux horizons

organiques de sols méditerranéens, un mull calcique et un cryptomull, à 27° C et à 80 % de l'humidité équivalente, durant 5 semaines. Le glucose disparaît très rapidement, en effet celui-ci est dosé par extractions périodiques avec une solution de K_2SO_4 et le ^{14}C contenu dans cette fraction (*A* dans la figure 10) est très faible au-delà du troisième jour. Simultanément on assiste à un dégagement important de $^{14}CO_2$ (*B* fig. 10) et en même temps une partie de radiocarbone s'accumule dans le compartiment biomasse microbienne + humus de synthèse microbienne (*C*). Au-delà du troisième jour, ce compartiment diminue également par minéralisation partielle, dès que le glucose est épuisé.

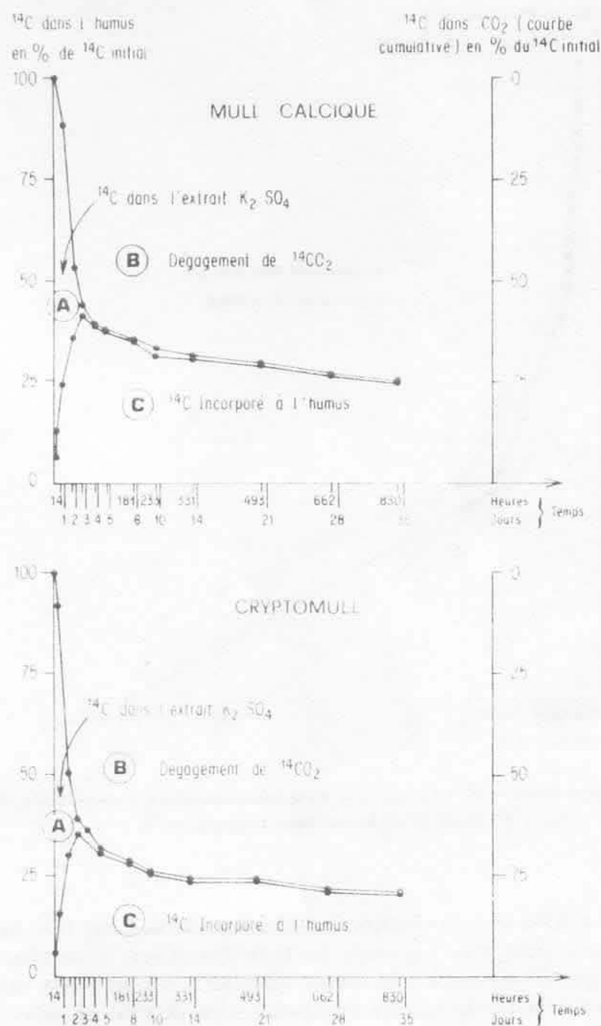


FIG. 10. Distribution du ^{14}C dans le CO_2 (courbe cumulative), l'extrait K_2SO_4 et dans l'humus à différents stades d'une expérience d'incubation de deux sols avec du glucose uniformément marqué au ^{14}C.

La figure 11 représente sur une échelle semi-logarithmique le CO_2 marqué qui se dégage par unité de temps dans la même expérience d'incubation. Une phase de respiration très active a lieu du temps 0 jusqu'au 3[e] jour (non représentée sur la figure), elle correspond à l'utilisation préférentielle du glucose, matériel très facilement biodégradable. Au-delà de ce temps, c'est le compartiment biomasse microbienne + humus de synthèse qui est partiellement minéralisé. On constate que le CO_2 marqué se dégage selon trois phases successives, dont les vitesses de minéralisation sont des fonctions exponentielles à pentes décroissantes.

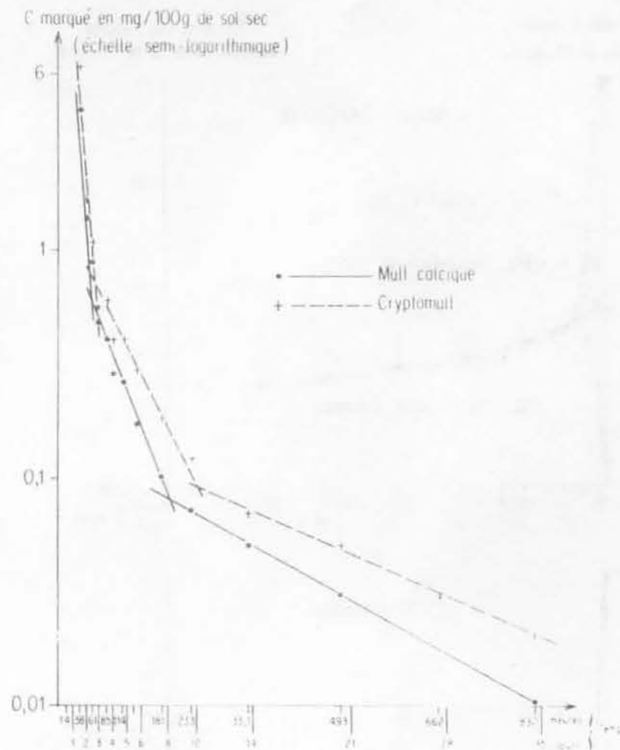


FIG. 11. — Dégagement horaire du CO_2 marqué dans une expérience d'incubation de deux sols avec du glucose uniformément marqué au ^{14}C.

Le matériel de synthèse microbienne est vraisemblablement très hétérogène et ce travail montre qu'il peut être regroupé en trois fractions; dans chacune d'elles, on peut considérer que le matériel a la même stabilité vis-à-vis de la minéralisation et que de la première à la troisième, les composés sont de plus en plus stables et de moins en moins labiles.

Le matériel de synthèse microbienne se répartit entre la biomasse microbienne et l'humus de synthèse. La proportion de C et de N qui est engagée dans la biomasse

est probablement importante, et les approches proposées pour mesurer ce compartiment sont très diverses.

Les premières utilisées furent les comptages mis au point par les microbiologistes et employés couramment. De l'avis de beaucoup de chercheurs, ils sont imprécis; cependant des améliorations ont été proposées. Les relations entre le biovolume des bactéries et des champignons, mesuré par microscopie optique, et la biomasse estimée par d'autres techniques de mesures ont été étudiées par JENKINSON *et al.* (1976).

Des techniques d'extraction des constituants de la biomasse par des méthodes chimiques ont été proposées par PERSSON (1968). Si certaines fractions sont enrichies en composés provenant des microorganismes, ces méthodes restent cependant approximatives. En effet, BOTTNER *et al.* (1977) ont montré que les composés de ce compartiment étaient distribués dans plusieurs fractions obtenues par hydrolyses progressives.

Une recherche récente s'oriente vers des techniques de séparation granulométrique. Beaucoup d'auteurs ont constaté que, dans les fractions granulométriques fines, le C/N tendait à diminuer par rapport aux fractions plus grossières. Ceci est explicable par le fait que lors de l'humification, le matériel passe des fractions grossières aux granulométries fines et son C/N diminue simultanément. Une synthèse et une discussion de ces travaux ont été proposées par CAMERON & POSNER (1979). MC GILL *et al.* (1972) et SHIELDS & PAUL (1973) considèrent que l'agitation ultrasonique d'un sol détruit les bactéries et les champignons; le cytoplasme libéré dans le milieu est alors relativement concentré dans des fractions granulométriques très fines, les membranes par contre apparaissent dans des fractions plus grossières. Cette technique a été validée dans des dispositifs expérimentaux où la biomasse microbienne était marquée au ^{14}C et au ^{15}N; sa distribution dans les fractions granulométriques fines a été comparée aux résultats obtenus par comptages et mesures du biovolume des microorganismes.

D'autres techniques sont basées sur l'estimation de la biomasse microbienne par l'intermédiaire de composés liés exclusivement à la cellule vivante. AUSMUS (1973) a développé une méthode qui permet de mesurer l'*ATP* des microorganismes par des réactions enzymatiques; elle a en particulier obtenu dans un sol forestier une très bonne corrélation entre la biomasse microbienne et le dégagement de CO_2. L'extraction de l'*ATP* n'est cependant pas toujours complète. Plusieurs méthodes sont proposées et leur efficacité varie probablement avec les types de sols. D'autres composés liés aux organismes vivants pourraient être utilisés pour estimer la biomasse microbienne, tels que les bases nucléiques par exemple (CORTEZ & SCHNITZER, 1979). Cependant il est nécessaire que ce matériel, après la mort de l'organisme, soit rapidement biodégradé; s'il subsiste dans le milieu par absorption sur les colloïdes du sol, il ne peut être utilisé comme indice du matériel vivant. Ceci est en particulier le cas des acides aminés d'origine microbienne, dont le carbone et l'azote, après la mort des microorganismes, subsistent très longtemps dans le milieu sous forme aminée, parce qu'ils sont protégés de la biodégradation (LALISSI & BOTTNER, 1981).

Les méthodes biologiques constituent un autre type d'estimation de la biomasse. A température et humidité contrôlées, le dégagement de CO_2 d'un sol en équilibre est fonction de son activité biologique. Parallèlement, des échantillons du même sol sont soumis à une fumigation par du chloroforme durant 24 heures, afin de tuer les microorganismes; le chloroforme est ensuite évacué sous vide et l'élimination est complète. Le sol est ensuite réensemencé et on constate un pic de dégagement de CO_2 qui est supérieur au dégagement du sol non fumigué considéré comme témoin. Ce flush est toujours observé quelque soit le type de sol. JENKINSON *et al.* (1976) et POWL-

SON & JENKINSON (1976) ont démontré qu'il correspond à la minéralisation partielle des cadavres microbiens par la nouvelle population. En effet, comme l'ont également constaté ANDERSON & DOMSCH (1978 *a*), le CO_2 en excès ne provient pas d'une altération de la matière organique fraîche ou stabilisée du sol sous l'effet de la fumigation; il provient exclusivement des cadavres microbiens. Ces mêmes auteurs (1978 *b*) estiment que le CO_2 dégagé représente 43,7 % ± 5,3 de la biomasse pour les champignons et 33,3 % ± 9,9 pour les bactéries. En considérant que dans un sol le rapport moyen de la biomasse entre bactéries et champignons est de 1/3, ils ont calculé que le taux moyen de minéralisation de la biomasse après fumigation était de 41,1 %. Ces mesures ont été faites sur 15 espèces de champignons et 12 espèces de bactéries. Cette méthode présente cependant certaines imperfections, en effet le chloroforme ne tue probablement pas tous les microorganismes et ceux-ci risquent d'être sous-estimés. D'autres méthodes plus énergiques ont été utilisées, telles que la stérilisation par la chaleur, ou l'irradiation, mais elles altèrent toutes également la manière organique du sol en la rendant plus minéralisable, de telle sorte que le pic de CO_2 ne provient plus exclusivement des cadavres microbiens.

Dans ce compartiment biomasse microbienne, les bactéries et les champignons sont considérés globalement. ANDERSON & DOMSCH (1973) ont proposé une méthode également biologique permettant de séparer ces deux types d'organismes.

La plupart de ces méthodes sont relativement récentes et les résultats obtenus ne permettent pas encore de donner une image satisfaisante de la quantité de carbone ou d'azote provenant du matériel végétal qui passe par la biomasse microbienne. Dans le modèle de décomposition proposé par BEEK & FRISSEL (1973) l'ensemble des éléments passe par ce compartiment. Dans ce cas, l'humification résiduelle est négligeable.

Certaines de ces techniques aboutissent à des fractions organiques ou à du CO_2; elles sont particulièrement intéressantes pour les études de flux utilisant des traceurs parce qu'on peut y mesurer le carbone et éventuellement l'azote. La technique de l'*ATP* est moins adaptée à ce type de recherche.

c) *Transferts de la biomasse microbienne à l'humus de synthèse*

A leur mort, les microorganismes sont partiellement minéralisés ou humifiés. On sait que leurs acides aminés subsistent longtemps dans le milieu (MAYAUDON & SIMONART, 1963; SÖRENSEN, 1978). HURST & WAGNER (1969) ont mis en évidence que certaines membranes de champignons en particulier celles des champignons mélaniques étaient plus résistantes que le cytoplasme, que les membranes des champignons hyalins ou que les bactéries. D'une manière plus générale, on peut considérer que 41 % du matériel des cadavres microbiens sont rapidement minéralisé.

Comme il a été dit précédemment, en l'état actuel des recherches l'humus de synthèse microbienne ne peut être séparé de la biomasse. Ce compartiment est donc estimé par différence.

CONCLUSION
LES LACUNES ET LES PROBLÈMES POSÉS

L'essentiel des données qui ont été présentées dans ce travail a été obtenu grâce à l'utilisation des techniques de traceurs. Ce choix est volontaire parce que ces méthodes répondent le mieux au but fixé dans ce travail. L'objectif est d'étudier les transferts de C et N de la plante à travers les compartiments de l'humus jusqu'au stade

de la minéralisation. Les résultats disponibles sont plus fragmentaires pour le carbone que pour l'azote et peu de données concernent encore l'interaction entre ces deux éléments.

Les problèmes posés dans ce type de recherche sont de trois ordres. Les plus cruciaux concernent la méthodologie; ils se posent à l'ensemble des chercheurs intéressés par la matière organique des sols que ce soit en milieu herbacé, forestier ou cultural. L'humus est un matériel d'une grande complexité dans sa constitution biochimique, par ses mécanismes et par ses implications dans la physico-chimie des sols. En l'état actuel des recherches, les biologistes du sol manquent de méthodes satisfaisantes pour définir ou séparer des fractions pourtant essentielles, telles que le matériel non encore décomposé, les composés labiles qui fournissent l'essentiel du CO_2 ou de N minéral, les composés stables, l'azote dans la biomasse microbienne, etc. Ils sont également incapables de distinguer des fonctions importantes, telles que l'humification résiduelle, l'humification microbienne ou de séparer dans le CO_2 ou le NH_4 ce qui provient du matériel végétal, des corps bactériens ou de l'humus (s. s.). De même, la réorganisation de l'azote supposée active dans la majorité des sols n'a pu être estimée que dans des cas très particuliers. Des lacunes considérables subsistent donc dans la recherche en matière de transferts à travers les compartiments de la matière organique du sol: ces problèmes fondamentaux communs à tous les milieux étudiés ont été discutés par CLARK et PAUL (1970).

D'autres difficultés sont d'ordre pédologique et écologique. Les interactions entre les composés organiques et la fraction minérale des sols sont multiples. Certains minéraux argileux sont bien connus par leur effet protecteur vis-à-vis de la biodégradation, un rôle similaire est attribué aux fortes charges en calcium, mais les mécanismes sont moins connus; les sesquioxydes de fer et d'aluminium sont également capables de s'unir aux composés organiques et les liaisons sont fonction du nombre de charges et de l'état d'hydratation de la fraction minérale. Les processus de décomposition sont donc également liés aux types pédologiques de sols et il est capital d'intégrer la décomposition dans un contexte minéral.

Il en est de même des facteurs de l'environnement et en premier lieu du pédoclimat. Si le rôle de la température et de l'humidité du sol sur l'activité biologique a été étudié depuis longtemps, on connaît moins l'effet des alternances de phases humides et sèches; elles semblent agir essentiellement sur la biomasse microbienne par la fréquence des cycles d'alternance, la vitesse de dessication et la durée de la phase sèche.

Il conviendrait également de tenir compte du rôle de l'exsudation racinaire. Les travaux récents de SAUERBECK & JOHNEN (1977) semblent montrer que l'apport énergétique au sol par cette voie est abondant; par ailleurs, comme le montrent BILLES & BOTTNER (1981) la rhizosphère active ou freine la décomposition suivant les stades phénologiques de la plante. La plante vivante par son activité racinaire interfère au niveau des mécanismes de la décomposition.

Enfin, d'autres problèmes sont propres aux milieux herbacés ou forestiers. Les résultats sur la décomposition les plus élaborés ont été développés en milieu cultural parce que, comme il a été dit précédemment, les données sont plus simples, plus faciles à simuler. Il est capital d'intégrer les résultats en milieu herbacé dans un modèle plus vaste englobant la production, la sénescence des parties aériennes et souterraines, les prélèvements par l'homme ou l'animal et le retour au sol par les fèces. Le matériel végétal arrive au sol d'une manière continue au rythme de la sénescence de la plante, des organes végétaux ou de l'arrivée des fèces.

Nos connaissances en matière de flux du carbone et de l'azote sont donc encore très disparates et lacunaires; l'essentiel des travaux devrait être orienté vers les mises au point méthodologiques et vers l'intégration des données.

BIBLIOGRAPHIE

ANDERSON J. P. E. & DOMSCH K. H., 1973. — Quantification of bacterial and fungal contribution to soil respiration. *Rech. Mikrobiol.*, **93**, 113-127.

ANDERSON J. P. E. & DOMSCH K. H., 1978 *a*. — Mineralization of bacteria and fungi in chloroform fumigated soils. *Soil Biol. Biochem.*, **10**, 207-213.

ANDERSON J. P. E. & DOMSCH K. H., 1978 *b*. — A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soil. *Soil Biol. Biochem.*, **10**, 215-221.

AUSMUS B. S., 1973. — The use of the ATP assay in terrestrial decomposition studies. *Bull. Ecol. Res. Comm. (Stockholm)*, **17**, 223-234.

BEEK J. & FRISSEL M. J., 1973. — *Simulation of nitrogen behaviour in soils*. Center of Agricultural publishing and documentation, Wageningen, 67 p.

BELL M. K., 1974. — Decomposition of herbaceous litter. In: DICKINSON C. H. & PUGH J. F. eds., *Biology of plant litter decomposition*. Vol. 1, 37-67, Academic Press, Oxford, 146 p.

BILLES G. & BOTTNER P., 1981. — Effet des racines vivantes sur la décomposition d'une litière racinaire marquée au ^{14}C. *Plant and Soil*, **62**, 193-208.

BIRCH H. F., 1959. — Further observations on humus decomposition and nitrification. *Pl. Soil*, **11**, 262-286.

BOTTNER P., 1972. — Évolution des sols en milieu carbonaté. *Sciences Géologiques*, 37, 156 p.

BOTTNER P. & PEYRONNEL A., 1977. — Dynamique de la matière organique dans deux sols méditerranéens étudiée à partir de techniques de datation par le radiocarbone. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, **14**, 3, 385-393.

BOTTNER P., LOSSAINT P. & CORTEZ J., 1977. — Availability of labelled microbial materials after partial sterilization. *Soil Organic Matter Studies*, Vol. 1, 263-272, IAEA, Vienna, 424 p.

CAMERON R. S. & POSNER A. M., 1979. — Mineralisable organic nitrogen in soil fractionated according to particle size. *Journ. of Soil Sc.*, **30**, 565-577.

CAMPBELL C. A., PAUL E. A., RENNIE D. A. & MCCALLUM K. J., 1967. — Applicability of the carbon dating method of analysis to soil humus studies. *Soil Sci.*, **104**, 3, 217-224.

CLARK F. E. & PAUL E. A., 1970. — The microflora of grassland. *Adv. Agron.*, **22**, 375-426.

CORTEZ J. & SCHNITZER M., 1979. — Nucleic acid bases in soils and their association with organic and inorganic soil components. *Can. J. Soil Sci.*, 1979, **59**, 277-286.

DAHLMAN R. C., 1968. — Root production and turnover of carbon in the root soil matrix of a grassland ecosystem. In: *Methods of productivity studies in root systems and rhizosphere organisms*. International symposium Leningrad, USSR, 11-21.

DAHLMAN R. C. & KUCERA C. L., 1969. — Carbon 14 cycling in the root and soil components of a prairie ecosystem. *Proc. of the second Nat. Symp., Ann. Arbor*, Michigan.

DIETZ S. & BOTTNER P., 1980. — Étude par autoradiographie de l'enfouissement d'une litière marquée au ^{14}C en milieu herbacé. *Coll. Int. sur les migrations organo-minérales dans les sols tempérés (à paraître)*.

FLAIG W., BEUTELSPACHER H. & RIETZ E., 1975. — Chemical composition and physical properties of humus substances. In: John GIESEKING ed., *Soil components*, vol. 1, Organic components. Springer-Verlag, N. Y., 534 p.

FUHR F. & SAUERBECK D., 1968. — Decomposition of wheat straw in the field as influenced by cropping and rotation. *Isotopes and radiations in soil organic matter studies*, 241-250, IAEA, Vienna, 505 p.

HAIDER K. & MARTIN J. P., 1980. — Biochimie de la formation des substances humiques et ses interactions avec les minéraux argileux. *Coll. Intern. sur les migrations organo-minérales dans les sols tempérés (à paraître)*.

HURST H. M. & WAGNER G. M., 1969. — Decomposition of ^{14}C labelled cell wall and cytoplasmic fractions from hyaline and melanic fungi. *Soil Sci. Soc. Am. Proc.*, **33**, 707-711.

JANSSON S. L. & PERSSON J., 1968. — Coordination of humus chemistry and soil organic matter biology by isotopic technic. *Isotopes and radiations in soil organic matter studies*, 11-123, IAEA, Vienna, 584 p.

JENKINSON D. S., 1965. — Studies on the decomposition of plant material in soil. I. Losses of carbon from ^{14}C labelled rye-grass incubated with soil in the field. *J. Soil Sci.*, **16**, 104-115.

JENKINSON D. S., 1968. — Studies on the decomposition of plant material in soil. III. The distribution of labelled and unlabelled C in soil incubated with ^{14}C labelled rye-grass. *J. Soil Sci.*, **19**, 25-39.

JENKINSON D. S., POWLSON D. S. & WEDDERBURN R. W. M., 1976. — The effects of biocidal treatments on metabolism in soil. III. The relationship between soil biovolume measured by optical microscopy and the flush of decomposition caused by humification. *Soil Biol. Biochem.*, **8**, 3, 189-202.

JENKINSON D. S. & AYANABA A., 1977. — Decomposition of ^{14}C labelled plant material under tropical conditions. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, **41**, 912-915.

LALISSE G. & BOTTNER P., 1981. — Stabilité des composés humifiés d'origine microbienne dans les sols *(à paraître)*.

MC GILL W. B., PAUL E. A., SHIELDS J. A. & LOWE W. E., 1972. — Turnover of microbial populations and their metabolites in soil. Modern methods in the study of microbial ecology, 17, *Bulletins from the Ecological Research Committee*, 293-302.

MARTEL Y., 1972. — The use of radiocarbon dating for investigating the dynamics of soil organic matter. Ph. D. Thesis, Univ. of Saskatchewan, Saskatoon, 124 p.

MAYAUDON J. & SIMONART P., 1963. — Humification des microorganismes marqués par ^{14}C dans le sol. *Ann. Inst. Pasteur*, **105**, 257-266.

OBERLANDER H. E. & ROTH K., 1968. — Transformation of ^{14}C labelled plant material in soil under field conditions. *Isotopes and radiations in soil organic matter studies*, 251-264, IAEA, Vienna, 584 p.

PAUL E. A. & MC GILL W. B., 1977. — Turnover of microbial biomass, plant residues and soil humic constituents under field conditions. *Soil organic matter studies*, 149-157, Vol. 1, IAEA, Vienna, 424 p.

PERSSON J., 1968. — Biological testing of chemical humus analysis. *Landbrukshögskolans Ann.*, Stockholm, **34**, 81-217.

POWLSON D. S. & JENKINSON D. S., 1976. — The effects of biocidal treatments on metabolism. II. Gamma irradiation, autoclaving, air drying and fumigation. *Soil Biol. Biochem.*, **8**, 3, 179-188.

SATCHELL J. E., 1974. — Litter-interface of animate/unanimate matter, Introduction. In: DICKINSON C. H., PUGH J. F., eds. *Biology of plant litter decomposition*, Vol. 1, Academic Press, Oxford, 146 p.

SAUERBECK D. & FÜHR F., 1968. — Alkali extraction and fractionnation of labelled plant material before and after decomposition, a contribution to the technical problems in humification studies. *The use of isotopes in soil organic matter studies*, 3-11, IAEA, Vienna, 584 p.

SAUERBECK D. R. & JOHNEN B. G., 1977. — Root formation and decomposition during plant growth. *Soil organic matter studies*, 1, 141-148, IAEA, Vienna.

SAUERBECK D. R. & GONZALEZ M. A. A., 1977. — Field decomposition of ^{14}C labelled plant residues in various soils of the Federal Republic of Germany and Costa Rica. *Soil organic matter studies*, Vol. 1, 141-148, IAEA, Vienna, 424 p.

SCHARPENSEEL H. W., 1974. — Natürliche Radiokohlenstoffmessungen als Mittel zur Untersuchung von Bondenprojessen und deren Dynamik. *Transactions of the 10th International Congress of Soil Sc.*, VI, (II), 315-330, Nauka, Moscoro, 696 p.

SCHNITZER M. & KHAN S. W., 1972. — *Humic substances in the environment*. M. Dekker, New York, 327 p.

SHAMOOT S., MC DONALD L. & BARTHOLOMEW W. V., 1968. — Rhizo-deposition of organic debris in soil. *Soil Sc. Soc. Amer. Proc.*, **32**, 817-820.

SHIELDS J. A. & PAUL E. A., 1973. — Decomposition of ^{14}C labelled plant material under field conditions. *Can. J. Soil Sc.*, **53**, 297-306.

SIMONART P. & MAYAUDON J., 1958. — Étude de la décomposition de la matière organique dans le sol au moyen de carbone radioactif. I. Cinétique de l'oxydation en CO de divers substrats radioactifs. *Plant and Soil*, *IX*, 4, 367-384.

SIMONART P. & MAYAUDON J., 1961. — Humification des protéines ^{14}C dans le sol. *2e Symp. Int. sur les sciences nucléaires appliquées à la pédologie*. Gand, p. 91-103.

SINHA M. K., 1972. — Organic matter transformation in soils. I. Humification of ^{14}C tagged oat roots. *Plant and Soil*, 36, 283-293.

SMITH J. H., 1966. — Some inter-relationships between decomposition of various plant residues and loss of soil organic matter as measured by carbone^{14} labelling. In: *The use of isotopes in soil organic matter studies*, Pergamon Press, Oxford, 223-224.

SÖRENSEN L. H., 1965. — Fixation of metabolic products in the soil during decomposition of carbohydrates. *Nature*, London, 208, 27-98.

SÖRENSEN L. H., 1972. — Role of amino-acid metabolites in the formation of soil organic matter. *Soil. Biol. Biochem.*, 4, 245-255.

SÖRENSEN L. H. & PAUL E. A., 1971. — Transformation of acetate carbon into carbohydrates and amino-acid metabolites during decomposition in soil. *Soil Biol. Biochem.*, 3, 173-180.

WAID J. S., 1974. — Decomposition of roots, In: C. H. DICKINSON & J. F. PUGH eds., *Biology of Plant Litter Decomposition*, Vol. 1, Chapter 6, Academic Press, London and New York, 146 p.

WAREMBOURG F. R., 1977. — Les flux de carbone dans la végétation, la rhizosphère et le sol de formations herbacées marquées avec du ^{14}C. Thèse d'État, Univ. des Sc. et Techn. du Languedoc, Montpellier. 163 p.

WAREMBOURG F. R. & PAUL E. A., 1973. — The use of $^{14}CO_2$ canopy techniques for measuring carbon transfer through the plant soil system. *Plant and Soil*, 38, 331-345.